第 30 卷 第 4 期
1987 年 11 月

昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

Vol. 30, No. 4
Nov., 1987

小苎麻赤蛱蝶复眼的紫外光敏感性

陈 德 茂
（中国科学院上海昆虫研究所）

摘要 用电生理方法细胞外记录并测定完整的小苎麻赤蛱蝶（*Vanessa cardui*）成虫复眼的光谱敏感特性。暗适应下，所测光谱在波长约 530 毫微米处有最大敏感峰。近紫外光波长 355—360 毫微米处也呈现较高的敏感次峰，它可被长波段适应光选择性地增高和分离。当复眼为短波段适应光作用时，355—360 毫微米峰基本上被抑制，并导致 530 毫微米处敏感性的增加和分离。小苎麻赤蛱蝶复眼可能分别含有吸收峰在 530 和 355—360 毫微米的两类视色素。

关键词 小苎麻赤蛱蝶 光谱敏感性 视色素 间视紫红色素 紫外感受器

业已知道，绝大多数昆虫复眼，不但在可见光范围，而且对近紫外光也具有很好的分辨能力（von Frisch, 1971; Goldsmith 和 Bernard, 1974; Menzel, 1979; Hamdorf, 1979; 陈德茂和马午，1981; Stark 和 Tan, 1983）。行为实验证明，大多数昆虫把紫外光当作一种基本的颜色来辨识。蜜蜂和其它一些昆虫，都借对紫外光的敏感性来辨识花朵和蜜源方向。近年来，用化学方法，从蝶角蛉 *Ascalaphus*（Hamdorf, 1979）和天蛾 *Deilephila elpenor*（Högland 等，1973）复眼，还曾分离出一种对紫外光敏感的视色素，其最大光谱吸收峰在 345—350 毫微米。此外，借电生理技术，用细胞内记录以及显微分光度计方法，在蝇复眼的八个小网膜细胞中，证实第 7 个小网膜细胞（R_7）基本上是一个对紫外光敏感的感光细胞，并含有对紫外光敏感的视色素(Meffert 和 Smola, 1976; Smola 和 Meffert, 1979; Hardie 等，1979)。但是，用记录复眼综合电反应方法测定，甚至分离对近紫外光敏感的小网膜细胞仍是很困难的。本文报道用细胞外记录小苎麻赤蛱蝶（*Vanessa cardui*）复眼的电反应，并成功地分离出对紫外光敏感的感光细胞。

方 法

小苎麻赤蛱蝶幼虫购自美国卡罗来纳（Carolina）生物供应公司，并饲养在耶鲁大学医学院眼科系伯纳德（Gary D. Bernard）博士实验室。

实验前将成蝶暗适应过夜。次日在暗红光下冷冻麻醉后，即用低熔点蜡固定头部。将记录复眼电反应的直径约 10 微米的氯化银电极插入角膜，另一参考电极也是氯化银电极，安置在成蝶腹部。电反应通过记忆示波器显示。

本文于 1985 年 11 月收到。
本工作于 1984 年上半年在耶鲁大学生物系 T. H. Goldsmith 教授实验室，借助美国 National Eye Institute 科研基金 EY 00222 和 EY 03266 所完成。感谢 Goldsmith 教授和该校眼科系 C. D. Bernard 博士的热情支持和协助。

投射于复眼中央部位的刺激光点直径为 2 毫米，由美国 Ealing 公司生产的 150 瓦直流氙灯产生。刺激光时程 100 毫秒由刺激器和电磁开关控制。单色光由 Baush 和 Lomb 公司生产的光栅单色仪（焦距长 250mm，半波宽 10nm）获得。刺激光强度用一对石英圆形光楔调节。实验需要的适应背景光由 100 瓦卤钨灯产生。适应光即橙色光和紫外光分别借滤色片 Schott OG 590 和 Corning filter 9860 产生。刺激光重迭在适应背景光中央。其它光学系统描述详见 Chen 和 Goldsmith (1984a)。实验过程中维持室温在 22—23℃。

复眼的光谱敏感性由不同单色光引起复眼一定振幅电反应所需要的光量子来决定。

结 果

小苎麻赤蛱蝶复眼的综合电反应（ERG）类似大多数的昆虫复眼，主要由光刺激开始时的正相给-反应和刺激光关闭时的负相撤-反应，以及在给-和撤-反应之间的持续负电位组成(陈德茂和马午，1980；刘育民、陈德茂等，1980)。

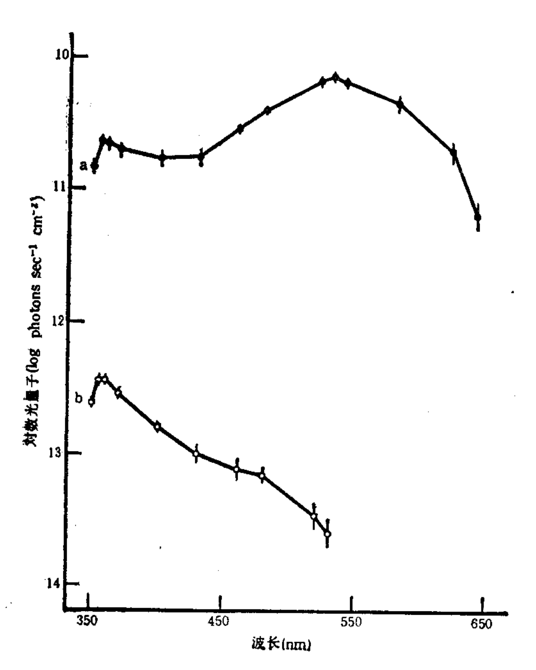


图 1 小苎麻赤蛱蝶复眼的平均光谱敏感性。(n = 3±S.E.)
a. 暗适应； b. 橙光适应 (OG590, I = 0 对数单位，相应的光子通量是 6.5×10^{15} photons·sec⁻¹·cm⁻²)。反应振幅＝100μV。

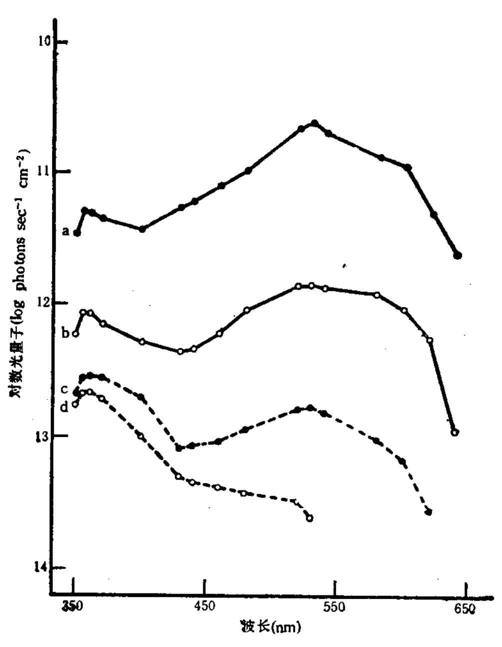


图 2 小苎麻赤蛱蝶的光谱敏感性。
a. 暗适应，测试时间在上午 10:15 b. 橙光适应 (OG590, I = 3.6 对数单位)，上午 11:05； c.橙光适应 (OG590, I=-2.0 对数单位)，上午11:27； d. 橙光适应(OG590, I=0 对数单位)，上午 11:55。反应振幅＝250μV。

图 1a 是以小苎麻赤蛱蝶复眼电反应 100μV ERG 为标准，在暗适应下测得的平均光谱敏感性 (n ＝ 3± SE)，横坐标是单色刺激光波长 (nm)，纵坐标是不同单色光(100毫秒) 引起 100μV 复眼电反应时所需要的对数光量子。光谱的敏感峰在 530nm，另一次峰在近紫外光谱段 (355—360nm)。当复眼被置于一持续橙适应背景光下，复眼对可见

光和紫外光的敏感性均有下降(见图 2，反应振幅取 250μV)。随着橙色适应光强度增加，在光谱的长波段其敏感性下降尤甚。当橙色适应光强度最强时，光谱长波段的敏感性被极大抑制，一个峰值在 355—360nm、并反映紫外光感受器活动特性的光谱敏感曲线就被完全分离了出来(图 1b 和图 2d)。图 1 和图 2 的结果证明，在小苎麻赤蛱蝶复眼内，可能存在吸收峰分别在 530nm 和 355—360nm 的两类视色素，即 R_{530} 和 $R_{355-360}$。

那么，光谱中的紫外光敏感峰能被紫外适应光抑制吗？除 R_{530} 和 $R_{350-360}$ 外，小苎麻赤蛱蝶是否还存在对蓝光或红光敏感的视色素呢？

图 3 结果测自图 2 所用的同一复眼，电反应标准皆取 250μV ERG。图 3a 是在图 2d 实验结束并关闭适应光，待暗适应恢复 165 分钟后测得的，它和图 2a 的暗适应光谱敏感性基本一致。当复眼被近紫外光(Corning 9863，I＝0 对数单位)适应时，在波段 355—360nm 的敏感峰基本消失(图 3d)。此时，530nm 和 355—360nm 波段的敏感性相差 0.85 对数单位，而两者在暗适应状态下(图 3a)的差则为 0.55 对数单位。但如图 3d 所示，复眼在短波段适应光作用下，光谱敏感峰仍在 530nm，也未见红光谱段的敏感性有相对升高的情况。

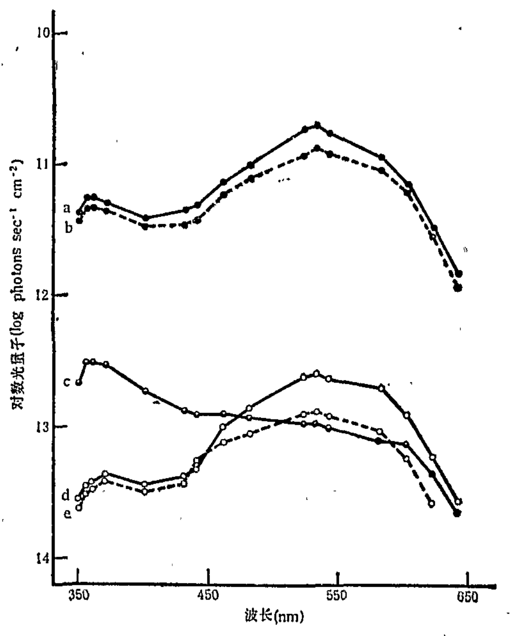


图 3　小苎麻赤蛱蝶的光谱敏感性。(实验动物同图 2，反应振幅＝250μV)

a. 暗适应，测试时间在下午 2:40；b. 暗适应，下午 4:54；c. 橙光适应 (OG 590，I＝0 对数单位)，下午 3:40，d. 紫外光适应 (I＝0 对数单位)，下午 3:10；e. 紫外光 (I＝0 对数单位)＋橙光 (OG 590，I＝0 对数单位) 的混合光适应，下午 3:40。

Chen 和 Goldsmith (1986) 报道，鸟视网膜内的蓝光感光细胞可以用红(或橙)和近紫外光混合的适应光分离出来。当小苎麻赤蛱蝶复眼被最强的橙(OG 590，I＝0 对数单位)和近紫外光(Corning 9863，I＝0 对数单位)的混合光适应时，从测得的光谱敏感性(图 3e)来看，在光谱波段 460—640nm 的敏感性有较明显下降，但并未观察到在蓝光谱段敏感性的相对增加。图 3c 说明，若从混合适应背景光中撤去紫外光(只留下橙色适应光)，则从 $R_{355-360}$ 为主的紫外光谱敏感峰又被分离出来。图 3b 结果显示，当适应光最后也关闭时，复眼在暗适应恢复过程的第 86 分钟时测得的光谱敏感性，接近图 3a 的敏感性，说明复眼在撤除所有适应光后，其敏感性基本上已恢复到暗视状态。

讨　　论

Bernard (1983a, b) 用显微分光度计在整体小苎麻赤蛱蝶成虫复眼测到一个吸收峰在 530nm 的视色素 R_{530}，它和一般昆虫复眼视色素不同，能被光部分或全部漂白。而且，光照产生的间视紫红色素 M_{490} (吸收峰在波长 490nm) 不稳定，在暗中较快复生成

R_{530}。但他并未报道，小苎麻赤蛱蝶复眼除 R_{530} 外，是否还含有其它视色素。本文用电生理方法测定复眼的光谱敏感性，证实除含 R_{530} 外，还存在对近紫外光敏感的 $R_{355-360}$，但并未观察到分别对蓝光和红光敏感的视色素。

小苎麻赤蛱蝶复眼测到的近紫外敏感峰是否真正代表对紫外光敏感的视色素或光感受器的存在？也可能此紫外敏感峰是视色素 R_{530} 的一个在紫外波段（有残留吸收峰）的 β-带所致（Stark 和 Tan, 1982; Chen 和 Collins 等，1984b)。但小苎麻赤蛱蝶复眼对紫外光的敏感性并不是由视色素的 β-带引起，其原因是：首先，在橙(或紫外)适应光作用下，所测光谱的 530nm 波段和 355—360nm 波段敏感性下降程度不同。如图 1b 和图 2d 所示，在最强橙适应光下，光谱的 530nm 处其敏感性下降 — 3.5 对数单位，而在 355—360nm 处则下降 — 1.80 对数单位。如果光谱的紫外敏感峰是由于 R_{530} 的 β-带引起，则在橙色适应光下，当波段 530nm 处敏感峰下降时，在 355—360 nm 处的敏感性理应按照比例下降，但本实验中并未出现这种现象。此外，迄今为止也未见视色素的 β-带可被长波段适应光选择性分离出来的报道。近来，某些工作说明，从蝇复眼的第 1—6 个小网膜细胞 (R_{1-6}) 可测到一个呈双峰的光谱敏感曲线，分别位于光谱的紫外段 (λ_{max} = 350 nm) 和蓝绿段 (λ_{max} = 490nm)，两峰敏感性几乎相等，它被认为是由于 R_{1-6} 内存在一种吸收紫外光并将其能量传递给 R_{1-6} 视色素的光稳定色素所致 (Kirschifeld 等，1977; Kau, 1980; Stark 和 Tan, 1983; Hardie 等，1983)。然而，在小苎麻赤蛱蝶复眼内的 R_{530}，在强橙适应光作用下能被完全转变成 M_{490} (Bernard, 1983a, b)；因此，光稳定色素又如何能将吸收到的紫外光能量传递给那些不活动的 R_{1-6} 本身？何况，在明适应光照下生成的间视紫红色素 M_{490}，本身也不引起任何电反应 (Hamdorf, 1979; Bernard, 1981)。由此看来，我们在小苎麻赤蛱蝶复眼内测到的是一种真正对近紫外光敏感的视色素。

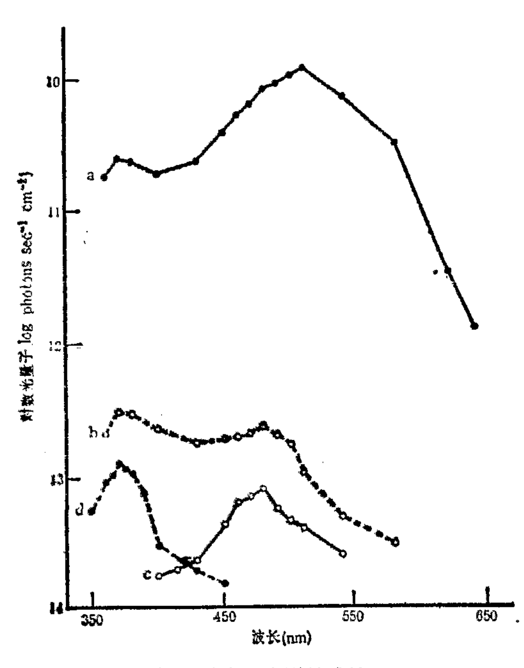


图 4 歌鸟的光谱敏感性。

a. 暗适应； b. 橙光适应 (OG590, I = 0 对数单位)； c. 橙光 (OG590, I = 1.0 对数单位)+紫外光 (Corning filter 9863, I = 0 对数单位) 的混合光适应； d. 另一只歌鸟视网膜橙光适应 (OG530, I = 0.3 对数单位)。反应振幅 = 5μV。

在小苎麻赤蛱蝶复眼内，我们并未观察到对蓝光敏感的视色素或蓝光敏感受器，这是否因为本文所用的适应光强度不足以使对蓝光敏感的感光细胞被分离出来？图 4 是我们在同样的实验条件下从歌鸟 (*Molespiza melodia*) 视网膜测到的光谱敏感性。当鸟视网膜被橙适应光 (OG 590, I = 1.0 对数单位) 照射，可测到一个对近紫外光敏感的光谱，敏感峰在 370nm，并在 480nm 处有一隆起(图 4b)。尔后，当鸟视网膜被橙(OG590, I=

1.0）和紫外光（Corning 9863,I＝0 对数单位）的混合适应光作用时，则可完全分离出一个对蓝光敏感的视色素或锥细胞（Chen 和 Goldsmith，1986），其峰在波长 480nm 处（图 4c)。虽然图 3e 所用的混合适应光中，橙光强度比图 4c 所用的橙色光要强 10 倍，但仍不能从小苎麻赤蛱蝶复眼内观察到对蓝光敏感的视色素。图 4d 的紫外光谱是从另一歌鸟网膜中被测得和分离出来的。

绝大多数昆虫复眼对红光敏感性很差。但 Bernard（1979）用光学和生理学测定曾从 17 种蝴蝶复眼中观察到有 9 种蝴蝶含有一种吸收峰在 610nm 左右的红敏视色素。但本文结果说明，小苎麻赤蛱蝶复眼对红光并不敏感。

参　考　文　献

刘育民、陈德茂、李朝义　1980　家蝇复眼和视叶综合电反应的分析。生理学报 **32**(1)：68—78。

陈德茂、马　午　1980　粘虫蛾复眼的电生理研究 I. 复眼的综合电反应分析。昆虫学研究集刊第一集 25—30。上海科学技术出版社。

陈德茂、马　午　1981　从舍蝇复眼 ERG 光谱敏感性的测定对 R1—6 和 R7.8 网膜细胞产生的敏感峰的鉴别。生理学报 **33**(3)：297—302。

Bernard G. D.　1979　Red-absorbing visual pigmrnt of butterflies. *Science* **203**: 1125—7.

——————　1981　A comparison of vertebrate and invertebrate photoreceptors. In: Springer series in optical sciences. ed. by J. M. Enoch and F. L. Tobey jr. Vol. **23** Vertebrate photoreceptor optics, pp. 433—63. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

——————　1983a　Bleaching of rhabdoms in eyes of intact butterflies. *Science* **219**: 69—71.

——————　1983b　Dark-processes following photoconversion of butterfly rhodopsins. *Biophs Struct Mech.* **9**: 277—86.

Chen D. M. and Goldsmith T. H. 1984a Appearance of a Purkinje shift in the developing retina of the chick. *J. Exp. Zool.* **229**: 265—71.

——————, Collins J. S. and Goldsmith T. H.　1984b　The ultraviolet receptor of bird retinas. *Science* **225**: 337—40.

—————— and Goldsmith T. H.　1986　Four spectral clsses of cone in the retinas of birds. *J. Comp. Physiol.* A **159**: 473—9.

Goldsmith T H. and Bernard G. D. 1974　The visual system of insects. In: The physiology of insects. ed. by Rockstein M., 2ed., Vol. 11, pp. 165—272. Academic press New York and London.

von Frisch K.　1971　Bees: their vision, chemical senses and language. Cornell University Press, Ithaca.

Hamdorf K.　1979.　The physiology of invertebrate visual pigments. In: Handbook of sensory physiology. ed. by Autrun H., Vol. VII/6A, pp. 145—224, Berlin-Heidelberg-New York: Springer.

Hardie R. C., Franceschini N. and McIntyre P. D. 1979　Electrophysiological analysis of fly retina. II. Spectral and polarizetion sensitivity in R_7 and R_8. *J. Comp. Physiol.* **133**: 23—39.

—————— and K. Kirschfeld　1983　Ultraviolet sensitivity of photoreceptors R_7 and R_8: Evidence for a sensitising function. *Biophys struct Mech.* **9**: 171—180.

Högland G., Hamdorf K., Lanfer N., Paulsen H. and Schwemer J.　1973　The photopigments in an insect retina. In: Biochemistry and Physiology of visual pigments. ed. by H. Lamger. Berlin-Heidelberg-New York: Springer

Kuo A.　1980　Elektrophysiologische Untersuchungen zur Spekral und polarisationsempfindlichkeit der Sehzellen von *Calliphiora erythrocephala I. Sci. Sin.* **23**: 1182—96.

Kirschfeld K., Franceschini N. and Mink B.　1977　Evidence for a sensitivity pigment in fly photoreceptors. *Nature* **269**: 386—90.

Meffert P. and Smola U.　1976　Electrophysiological measurements of spectral sensitivity of central visual cells in the eye of blowfly. *Nature* **260**: 342—4.

Menzel R.　1979　Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In: Handbook of Sensory Physiology. ed. by Autrum H. Vol. VII/6A, pp. 503—80. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.

Smola U. and Meffert P.　1979　The spectral sensitivity of the visual cells R_7 and R_8 in the eye of the blowfly *Calliphora erythrocephala. J. Comp. physiol.* **133**: 41—52.

Stark W. S. and Tan K. E. W. P. 1983. Ultraviolet li ght: Photosensitivity and other effects on the visual system. *Photochem Photobiol* **36**: 371—80.

ULTRAVIOLET SENSITIVITY IN COMPOUND EYE OF THE BUTTERFLY *VANESSA CARDUI*

CHEN DE-MAO

(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica)

Spectral sensitivities of the intact compounnd eyes in the butterfly *Vanessa* cardui were measured by extracellular electrophysiological recording. During dark adapation, the spectral sensitivity reaches a maximum at 530-nm and a shoulder at 355—360-nm. When the stimulus was superimposed on a steady orange-background field, it caused a depression of sensitivity in the visible as well as in the region of near UV-wavelengths. But the sensitivity decreases more at 530-nm than at 355—360-nm; and the separation of UV-peak is more complete in a brighter adapting light The UV-peak was finally isolated by the full intensity of orange-adapting background light. The shoulder at 355—360-nm disappeared when the eye was illuminated by near UV adapting background field. No red sensitivity peak can be observed. Furthermore. when the eye was adapted by the mixture of orange and near UV adapting background light, the sensitivity at the region of 460—640-nm decreased, but no blue receptor can be observed. However, the blue receptor with maximum at 480-nm can be isolated by the mixture light of orange and UV-adapting background from the bird retina using the same recording and optical system as mentioned above. Thus the compound eyes of the butterfly *Vanessa cardui* probably contain only two rhodopsins with maximum absorbance respectivelly at 530-nm and 355—360-nm. However neither blue nor red rhodopsin can be found.

Key words *Vanessa cardui*——spectral sensitivity——rhodopsin——metarhodopsin——ultraviolet receptor